Aus dem Anatomischen Institut der Universität Göttingen
Vorstand: Prof. Dr. H. Fuchs

Über die Papilla vallata bei Lagostomus, Dasyprocta, Cavia und Macroscelides

---

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der Medizinischen Fakultät der Georg-August-Universität
zu Göttingen

vorgelegt am 19. August 1938

von

Erdmuthe Ulrich
aus Nordgermersleben

GÖTTINGEN 1939
BUCHDRUCKEREI FERDINAND PIEPER / WEENDE-GÖTTINGEN

Dekan: Prof. Dr. W. Krantz
Berichterstatter: Prof. Dr. Fr. Stadtmüller
Mitberichterstatter: Prof. Dr. H. Fuchs

Tag der mündlichen Prüfung: 2. Dezember 1938

Meinen Eltern in Dankbarkeit gewidmet!

Stoffgliederung.

A. Einführender Ueberblick 5

B. Besonderheiten gewisser Papillae vallatae und eigene Untersuchungen derselben 10

I. Vorkommen gewisser abweichender Papillenformen 10

II. Untersuchungen bei Lagostomus und Dasyprocta 10

III. Diese und ähnliche in der Literatur beschriebene Papillenformen . 17

IV. Ergänzende Untersuchungen bei Cavia und Macroscelides 18

C. Schlußbetrachtung 21

A. Einführender Überblick.

Anderen Organen gegenüber kommt der Zunge eine verhältnismäßig geringe stammesgeschichtliche Bedeutung zu. Sie ist sehr umbildungs- und anpassungsfähig und kann somit für die verschiedensten Aufgaben brauchbar gestaltet werden. Näheres darüber finden wir in dem Artikel meines Lehrers, Professor Stadtmüller (5. Bd. des Handbuches der vergleichenden Anatomie 1938, hrsg. von Bolk, Göppert, Kallius und Lubosch).

Eine „Zunge" ist in der Reihe der Wirbeltiere von den Röhrenherzen (Akraniern) nicht bekannt. Unter den Fischen finden wir zunächst schon bei den Rundmäulern (Cyclostomen) eine „Zunge" beschrieben, die aber zu den Zungen der Kiefermäuler (Gnathostomen) keine Beziehungen erkennen läßt. Bei den im System niedrigsten Formen dieser großen Gruppe finden wir sie bei den Fischen (Pisces), wenn sie überhaupt entwickelt ist, als einen, durch einen Schleimhautüberzug umkleideten, von den mittleren vorderen Abschnitten des visceralen Skelettes gebildeten Wulst, der zuweilen mit echten Zähnen oder Hartgebilden besetzt ist (z. B. Salmo). Die Fischzunge hat mit wenigen Ausnahmen keine Eigenmuskulatur und damit auch keine selbständige Beweglichkeit. Sie kann aber mit dem Kiemenkorb zusammen bewegt werden. Die Lurche (Amphibien) zeigen auf höheren Entwicklungsstufen eine Weiterbildung des Organs unter Einbeziehung benachbarter Gebiete. Vor allem tritt hier Eigenmuskulatur, Skelett- und Binnenmuskulatur auf. Ihr vorderer Teil setzt sich mehr von dem stützenden Skelettapparat durch Furchen ab und gewinnt bei den einzelnen Ordnungen und Gruppen eine sehr verschiedene Gestaltung und oft Spezialisierung. Durch die Rückbildung der Kiemenbogen ist das Bewegungsvermögen der Zunge wesentlich verbessert, dazu kommt die Möglichkeit der Änderung ihrer Form durch die erwähnte Muskulatur. Auch das Epithel der Schleimhaut zeigt Veränderungen. Die regelmäßige Zweischichtigkeit ist verschwunden. Am Vorderrande der Zunge treten kleine Verdickungen auf (Papillen), die in die Schleimhaut vorspringen. Wir unterscheiden pilzförmige Erhebungen, Papillae fungiformes, und schmale fadenförmige Papillae filiformes. Sie sind von dem größtenteils mehrschichtigen, flimmern-

den Zylinderepithel überzogen, in dem an einzelnen Stellen becherförmige Sinnesorgane, Geschmacksorgane, auftreten. Bei den Larven von Triton finden sich vor der Metamorphose 4—5 nach vorn hin offene Grübchen. „Das ist der Anfang einer mächtigen Bildung, welche bis in die Zeit der Metamorphose, wie es scheint, sehr rasch weiterschreitet. Die Grübchen sind Anfänge von Drüsenschläuchen" (Gegenbaur). Drüsenreichtum und Sinnesorgane sind Charakteristika der Zunge dieser niedrigst organisierten Vierfüßler (Tetrapoden). Bei diesen niederen Wirbeltierformen (Anamnier) dient die Zunge dem Nahrungstransport in der Mundhöhle beim Verschlucken, wohl auch der Verarbeitung der Nahrung, zuweilen auch dem Ergreifen fester Nahrung (z. B. Insektenfang beim Frosch und anderen Lurchen), dem Schmecken und Tasten. Demgegenüber gewinnt die Zunge der höheren Vierfüßler (Amnioten) noch eine Bedeutung für eine, wenigstens bei den Säugetieren recht wesentliche Formung des Bissens und für den Abschluß der Atmungswege, sowie noch einige andere Leistungen. Sie ist ein weiter entwickeltes, muskulös-drüsiges Organ mit reichlich entwickelter Binnenmuskulatur (nur bei den Vögeln tritt diese oft stark zurück). Die Kriechtiere (Reptilien) weisen einen großen Formenreichtum bezüglich der Zunge und manche Sondergestaltung (Schlangen, Chamäleon u. a.) auf. Die Schleimhaut trägt gewöhnlich geschichtetes Plattenepithel, zuweilen mit Verhornung, daneben einfaches, schleimabsonderndes Zylinderepithel mit einer Art Becherzellen. Papillenartige Bildungen oder faltenartige Schleimhauterhebungen finden sich in sehr unterschiedlichen Formen. Geschmacksknospen können an den verschiedensten Stellen angetroffen werden. Oft sind sie auf zottigen Erhebungen, Papillen, gefunden. Auch die Verteilung der Zungendrüsen zeigt Beziehungen zu den Papillen. Die Zungen der Vögel (Aves) sind denen der Kriechtiere morphologisch anzuschließen, in der äußeren Erscheinung aber bedeutend mannigfaltiger entwickelt. Sie sollen hier nicht näher betrachtet werden. Hingegen will ich die Zunge der Säugetiere (Mammalier) etwas eingehender beschreiben.

Über die Zunge der Säugetiere im allgemeinen läßt sich folgendes sagen: Die Zunge hat, was Masse und Struktur anbelangt, bei den Säugetieren ihre höchste Entwicklungsstufe erreicht. Sie ist groß, weich, ihre Muskulatur ist sehr gut ausgebildet und meist selbständig geworden. Die Zunge ist daher umformbar und äußerst beweglich, allen Aufgaben gewachsen. Die mächtige Muskulatur führt im hinteren Teil der Zunge oft zu einer starken, polsterartigen Dickenentwicklung (Pulvinar), nach vorn hin wird sie wieder dünner, oft platt. Schon primitive Säugetierformen zeigen diese stark unterschiedliche Ausbildung der Zungendicke (z. B. Nagetiere). Als Ursache ist wohl der Gebißcharakter und Kaumechanismus anzunehmen. Oft sind,

den entwicklungsgeschichtlichen Teilen entsprechend, vorderer und hinterer Zungenteil durch eine einfache, oft V-förmige Furche getrennt. Im spitzen Winkel in der Mitte der Furche ist die Anlage der Schilddrüse in die Tiefe gesunken. Nur bei der menschlichen Zunge kennzeichnet das Foramen coecum noch diese Stelle. Der hintere Teil der Zunge zeigt meist starke Verwachsungen mit dem Mundboden, ist daher wenig beweglich. Auf die Homologiefragen der Zunge (Gegenbaur, Oppel 1900, Sonntag u.a.) innerhalb der Wirbeltierreihe sowie die eigentümliche Bildung der Unterzunge mancher Säugetiere soll hier nicht näher eingegangen werden. Die Säugetierzunge wird gestützt vom Zungenbein, daneben kommen noch andere Stützelemente vor, u.a. die Lyssa oder Lytta (ein im Septum des unteren Zungenteiles eingelagerter, bindegewebiger Strang, der manchmal auch Knorpelstückchen oder quergestreifte Muskulatur enthält). Die Muskeln treten kompakt in die Säugetierzunge ein und lösen sich dann in einzelne Züge auf, die auch teilweise selbständig werden. Nur bei einigen Gruppen (Wale, Seekühe) ist ein Rückgang in der Entwicklung der Muskulatur festzustellen.

Die Zungenschleimhaut der Säugetiere trägt immer ein geschichtetes Pflasterepithel und hat oft ein deutliches Stratum corneum. Die Schleimhaut zeigt wie beim Menschen regionäre Verschiedenheiten. Neben den Papillae linguales finden sich am Zungengrund, durch lymphatisches Gewebe bedingte Vorwölbungen, die als Follikel oder Balgdrüsen bezeichnet werden. Hierauf soll aber nicht näher eingegangen werden. Die Papillen liegen im Bereich des ursprünglichen Tuberculum impar. An der Zungenbasis werden keine gefunden. Schon von den Amphibien an, am deutlichsten aber bei den Säugetieren, können wir zwei große Papillenarten unterscheiden. 1. die Papillae operariae (mechanicae), die nur eine mechanische, keine Geschmacksfunktion haben, und 2. die Papillae gustatoriae, die Geschmacksknospen tragen.

Die Papillen der Zunge wurden das erste Mal 1664 von Malpighi beschrieben. Ihre genauere Unterscheidung wurde 1878 von Podwisotzki durchgeführt. Danach unterscheiden wir bei den Säugetieren vier Arten von Papillen: 1. Papillae circumvallatae, 2. Papillae foliatae, 3. Papillae fungiformes, 4. Papillae filiformes. Wir bezeichnen ferner heute die Papillae circumvallatae, fungiformes und foliatae als Papillae gustatoriae, die Papillae filiformes als Papillae operariae. Jede dieser vier Papillenformen zeigt Abarten. Das Charakteristikum aller Säugetierzungen sind die Papillae circumvallatae. Die Anzahl dieser Papillen ist sehr verschieden, nur innerhalb einer Familie konstanter. Nach Brücher (1884—85) ist die Anzahl bei den Nagetieren am geringsten. Auch die Lage und der Bau sind sehr verschieden. Man nimmt an, daß drei Papillen die ursprüngliche Zahl gewesen sind, und zwar in

V-förmiger Anordnung. Durch Verschwinden der Zentralpapille ist es zur Zwei-Papillenform, und durch Verschwinden der beiden seitlichen zur Ein-Papillenform gekommen (Münch). Haller (1909) dagegen nimmt eine paarige Wallpapille als Ursprung an und hält die Drei-Papillenform für jüngeren Erwerb. Er vermutet auch, daß die ursprünglichen Papillen völlig mit Geschmacksknospen bedeckt waren, und daß sie rudimentär nur bei manchen Säugetieren (Cetacea, Sminthopsis, Pteropus) an der Oberfläche erhalten bleiben.

Als Urform der Papille wird nach Oppel (1900) die Bindegewebspapille angenommen, die, mit hohem Epithel bedeckt, über die Oberfläche hinausragt. Durch vermehrtes Wachstum des Epithels und durch Teilung der ursprünglichen Bindegewebspapille entstehen Kolonien von vielen kleinen Einzelpapillen, also Papillenstöcke der Lamina propria. Diese einfachste Papillenform wird als Papilla filiformis bezeichnet. Sie ist am zahlreichsten auf der Zunge vertreten. Zwischen den Papillae filiformes ragen mitunter, besonders beim Menschen, große, kegelförmige, schlundabwärts gebogene Papillen hervor, die mit einer Hornkappe bedeckt sind und als Papillae conicae bezeichnet werden. Diese gehören mit in die Gruppe der Papillae mechanicae wie die Papillae filiformes.

Die Geschmackspapillen, Papillae gustatoriae, zeichnen sich durch Geschmacksknospen aus. Die Papillae vallatae (circumvallatae) sind große, runde, rings von einem Graben umgebene Zungenpapillen, die in die Tiefe der Schleimhaut eingesenkt sind. In dem Wallgraben münden seröse Drüsen (Ebnersche Drüsen). Schwalbe und Lovén entdeckten 1867 ungefähr gleichzeitig in dem Pflasterepithel der Seitenflächen der Papillen kreisrunde Löcher, die von 1—3 Zellen begrenzt werden. In den Öffnungen sieht man Härchen und Stiftchen der Sinneszellen. Diese Zellhaufen bilden becherförmige Organe im Pflasterepithel. Die Zellen haben einen elliptischen Kern. Die kreisrunden Löcher an den Seitenflächen bilden den Zugang zu dem Geschmacksorgan. Die Sinneszellen bzw. den ganzen Zellkomplex nennt Lovén: „Geschmackszellen", Schwalbe: „Schmeckbecher". Diese „Geschmackszellen", heute „Geschmacksknospen" genannt, stehen mit Endigungen des Nervus glossopharyngeus in Verbindung. Sie liegen hauptsächlich an der Seitenfläche der Papille, nach Heidenhain (1914), in Leisten angeordnet. Eine Leiste besteht aus bis zu 6 Geschmacksknospen. von Wyss (1869) und Oppel (1914) beschreiben Geschmacksknospen in der der Seitenfläche der Papille gegenüberliegenden Wand des Walles (z. B. bei Kaninchen). Ähnliche Beobachtungen habe ich bei meinen später zu beschreibenden Untersuchungen gemacht. Hönigschmied (1872) beschreibt bei Papillae vallatae mit stark zerklüfteter Oberfläche Geschmacksknospen auf der Oberfläche der Papille (Maul-

wurf, Maus, Ziege, Hund und Katze). Sie sind aber kleiner als die an der Seite der Papille vorkommenden.

Die Oberfläche der Papille ist oft gefurcht. Die Papillen selbst zeigen zahlreiche sekundäre Papillen der Tunica propria.

Der Wall läuft meist glatt um die Papille und den Graben herum. Er kann aber auch gefurcht oder mit Papillae filiformes bedeckt sein. Es kommt auch vor, daß zwei Papillen von einem Wall umgeben sind. Meist erhebt sich, wenigstens etwas, die Papilla vallata über die Oberfläche, nur bei den Marsupialiern und Ornithorynchus, wie Sonntag beschreibt, ist sie eingesunken und der Wall kann sich über ihr schließen (Schutzvorrichtung). Beim Dachs scheint die Papille unter der Oberfläche zu liegen und durch eine muköse Membran durchzuschimmern.

Die größte Variabilität zeigen die Papillae foliatae, daß es oft schwer ist zu entscheiden, ob es sich um Papillae foliatae oder vallatae handelt. Bei vielen Säugetieren, und zwar nur bei Säugetieren, findet sich am hinteren Seitenrande der Zunge diese Papilla foliata. Sie ist meist eine große, blattartige Papille, die aus Erhebungen und Spalten besteht. Die Spalten tragen Geschmacksknospen und Mündungen seröser Drüsen. Die Papille wird auch als „Randorgan" bezeichnet. Die Anzahl der Spalten ist verschieden.

Da die vorliegende Untersuchung sich besonders mit Nagetierzungen beschäftigt, mögen hier noch einige spezielle Angaben für diese gemacht werden.

Die Zunge der Nagetiere (Rodentia) ist dadurch besonders charakterisiert, daß sich der hintere Zungenteil gegen den vorderen stark absetzt und vorwölbt (Pulvinar). Wir finden im allgemeinen bei den Nagetieren bis zu drei Papillae vallatae, niemals mehr. Bei den Simplicidentaten gibt es Familien, bei denen keine Papillae vallatae, nur vielfach gut ausgebildete Papillae foliatae gefunden wurden (z. B. Pedetes caffer, Lophiomys Imhausi, Pteromys petaurista). Dann gibt es Familien mit nur einer, mittelständigen Papilla vallata (z. B. Geomys tuza, Thomomys talpoides u. a. m.). Die Mehrzahl der Nagetiere hat zwei Papillae vallatae (z. B. Cricetus frumentarius, Hystrix cristata u. a. m.). Bei einigen Nagern ist die Form der an der Stelle der Papillae vallatae liegenden Papillen, sehr abweichend von diesen (z. B. Dasyprocta, Lagostomus, Meerschweinchen u. a. m.). Darauf werde ich in meinen Untersuchungen näher eingehen. Die Papillae foliatae sind oft sehr stark ausgeprägt und mit zahlreichen Spalten versehen. Bei Saccostomus lapidarius, Stenomys magellanicus u. a. m. fehlen sie nach Tulberg (1899) völlig. Nach K. v. Ajtai (1872) stehen die Papillae vallatae und foliatae in Wechselbeziehung zueinander, Haller (1909) bestreitet eine derartige Wechselbeziehung. Die Papillae fungiformes sind gering entwickelt, die Papillae filiformes sind teils verhornt (Ere-

thizontidae) und bilden auch die Grundlage der bei Hystrix auftretenden Hornschuppen auf dem vorderen Zungenrücken. Eine Unterzunge besitzen die Nager nicht.

B. Besonderheiten gewisser Papillae vallatae und eigene Untersuchungen derselben.

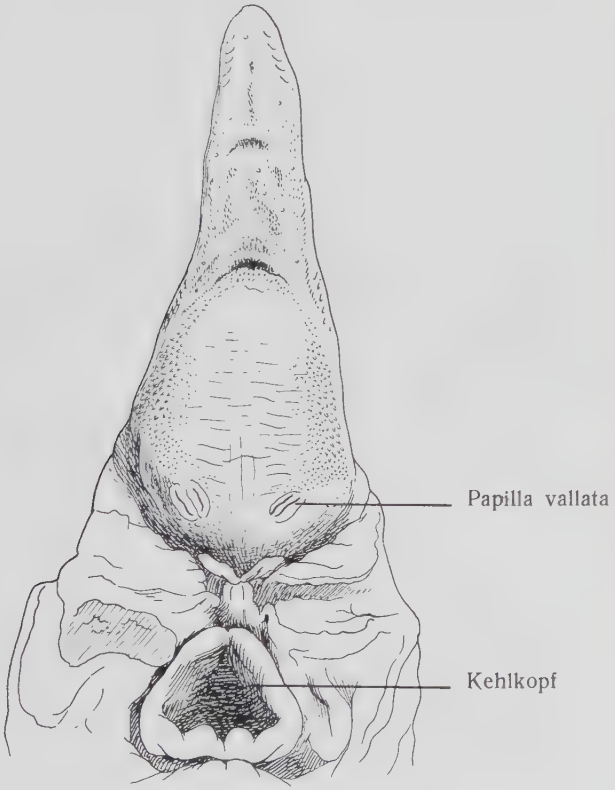
I. Vorkommen gewisser abweichender Papillenformen.

Neben den oben beschriebenen, runden, ringsumwallten Papillae vallatae gibt es auch stark abweichende Formen, die auch als primitive Formen der Papillen aufgefaßt worden sind. Nach Gmelin (1892) und Leche (1898) ist als einfachste Form diejenige anzusehen, bei der der Wallgraben noch durch Brücken unterbrochen ist (z. B. Cavia, Coelogenys, Hystrix und andere Rodentia). Die Papillen haben dann auch meist ihre runde Form verloren und sind längsoval. Solche abweichenden Papillenbildungen liegen auch bei Lagostomus trichodactylus und Dasyprocta aguti vor, die ich nun näher untersucht habe. Eine eingehende makroskopische und vor allem mikroskopische Beschreibung der Papillae vallatae dieser Tiere habe ich in der Literatur nicht gefunden.

II. Untersuchungen bei Lagostomus und Dasyprocta.

Auf Anregung von Herrn Prof. Stadtmüller habe ich mich eingehend mit der Untersuchung der Papillae vallatae bei Lagostomus trichodactylus und Dasyprocta aguti befaßt. Das Anatomische Institut zu Göttingen stellte mir zu diesem Zweck in Alkohol fixierte Zungen von diesen Tieren zur Verfügung. Von Lagostomus liegen mir zur Untersuchung zwei Zungen vor. Sie sind ca. 7 cm lang. Am Zungengrund haben sie eine Breite von 2 cm, verjüngen sich stark nach vorn. Das hintere Drittel trägt einen deutlich abgesetzten Wulst (Pulvinar). Die Zungenoberfläche ist rauh infolge starker Verhornung des Epithels an den Erhebungen der Schleimhaut (Papillen). Die Zunge ist, bis auf die vorderste Spitze und die Mitte des hinteren Drittels, mit zahlreichen Papillae filiformes besetzt. Am hinteren Drittel seitlich sind die Papillae foliatae mit etwa 24 Spalten gelegen. Im hinteren Abschnitt des Zungenrückens, an dem sich bei den Säugetieren die Papillae circumvallatae finden, zeigen sich bei diesen Tieren eigenartige, längliche, spaltförmige Gebilde, die man in ihrem makroskopischen Aussehen als eine Zwischenform zwischen den Papillae vallatae und foliatae bezeichnen möchte. Bei Lagostomus finden sich zwei, jederseits eine, dieser längsovalen Papillen, die nach vorn-lateral divergieren. Schon makroskopisch sieht man, daß jede Papille aus zwei

Leisten besteht, die durch eine Spalte voneinander getrennt sind. Die Spalte bildet die Längsachse der Papille, verläuft also von vorn-lateral nach hinten-medial. Die Papille ist von einem tiefen Graben umgeben, der vorn und hinten durch Brücken unterbrochen ist. Die Papille steht also vorne und hinten direkt mit ihrem Wall in Verbindung. Makroskopisch fällt sonst an der Papille nichts Bemerkenswertes auf.



Zunge von Lagostomus
$2^1/_2 \times$ vergrössert.

Zur mikroskopischen Betrachtung liegen mir Schnitte von 10 μ Dicke vor, die mit Haemalaun-Eosin, nach van Gieson und Heidenhain gefärbt sind.

Der Bau der Papillen ist in den verschiedenen Abschnitten wechselnd. Das vordere laterale Ende der Papille zeigt auf der Oberfläche zwei Spalten und drei Leisten. Die Papille ragt nicht über die Ober-

fläche hinaus, sondern schließt ungefähr mit ihr ab. Im weiteren Verlauf der Papille nach hinten medial verschwindet eine der Spalten. Dafür vertieft sich die zurückbleibende, so daß wir eine tiefe, mittlere Spalte und zwei Leisten, jederseits eine von der Spalte, finden. Die Papille ragt nun etwas über die Oberfläche hinaus. Eine kurze Strecke ist auch die mittlere Spalte verschwunden, tritt aber in weiter hinten gelegenen Schnitten wieder auf. Gegen die Mitte hin sind der Wall und Graben am stärksten ausgeprägt. Nach medial hinten flachen Wall und Graben mehr und mehr ab, die Papille sinkt also wieder

Schnitt durch die Papilla vallata von Lagostomus (schematisiert).

schwarz: Epithel, weiß darin gelassen: Geschmacksknospen.
gestrichelt: Bindegewebe.
punktiert: seröse Drüsen mit Ausführungsgängen.

in die Höhe der Oberfläche herab. In ihrem ganzen Verlauf ist die Papille durch mehr oder weniger stark ausgebildete sekundäre Papillen der Tunica propria ausgezeichnet, die nach der Oberfläche der beiden Leisten gerichtet sind. Am Anfang der Papille, wo wir zwei Spalten und drei Leisten haben, trägt die mittlere Leiste keine sekundären Papillen.

Das Epithel der Papillen ist, wie meist, ein mehrschichtiges Plattenepithel. Es zeigt gegenüber der Oberfläche der übrigen Zunge keine bedeutenden Veränderungen. An den beiden abfallenden Teilen,

also den dem Graben zugewandten Teilen der Papille, ist es etwas niedriger und am Grunde der Spalte etwas höher als das übrige Epithel. Bemerkenswert erscheint mir, daß das Epithel der Papille, wie auch der übrigen Zunge, starke Verhornung zeigt.

Unter dem Epithel befindet sich eine zusammenhängende, kapillarenführende Bindegewebsschicht. Weder in der Papille selbst, wie Poulton (1883) z. B. bei den Monotremen gefunden hat, und wie es auch sonst vorkommt, noch in dem sie umgebenden Wall, habe ich Muskulatur gefunden. Der Wall kann sich demnach nicht, wie Sonntag bei Ornithorynchus und den Marsupialiern beschreibt, über der Papille schließen. Anschließend an die Bindegewebsschicht folgt in der Tiefe die Zungenmuskulatur.

Die Geschmacksknospen sind zahlreich und gut ausgebildet. Sie finden sich in der unteren Hälfte des Papillarrandes und münden mit ihren Pori gustatorii in dem Wallgraben. Ihre Anzahl ist wechselnd. Ich habe bis zu 6 auf einem Schnitt gefunden. Auf der Oberfläche der Papille, wie Oppel (1900) bei Sminthopsis und Nagetieren beschreibt, sowie am Grunde der medialen Spalten habe ich keine Geschmacksknospen gefunden. Auch an der, der Papille zugekehrten Seite des Walles, wie es H. von Wyss 1869 beim Kaninchen beschreibt, habe ich keine Geschmacksknospen gesehen. — Die Geschmacksknospen liegen teils in einer Linie mit kleinen Abständen aufgereiht, teils liegen sie in Haufen beieinander, einige tiefer, einige mehr an der Oberfläche. Auch kommen vereinzelt Mehrlingsbildungen vor, wie sie Heidenhain 1914 als Ausdruck der Teilung anführt. Die Geschmacksknospen haben die von Brücher (1884 85) beschriebene „Fläschchenform".

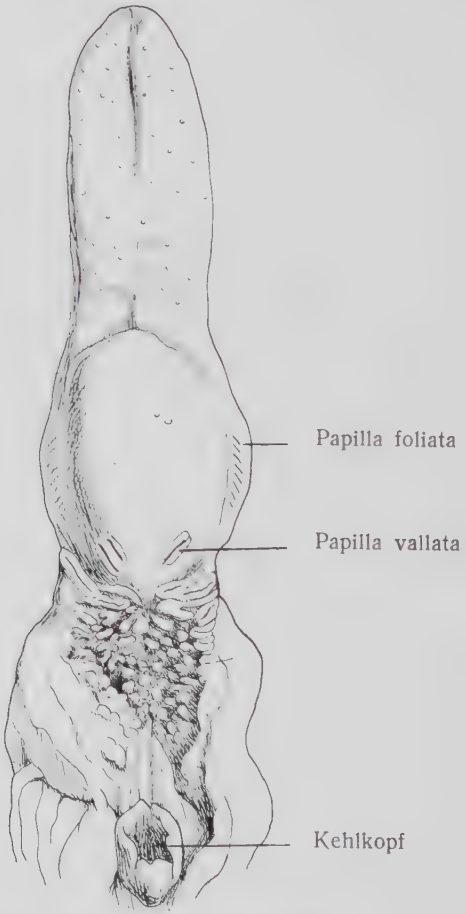
Zu beiden Seiten der Papille, am Grunde des Wallgrabens, liegen, in das Bindegewebe eingebettet, zahlreiche Drüsen. Sie sind rein serös und infolgedessen als Ebnersche Drüsen anzusprechen. Durch ihre Anwesenheit ist die Funktion der Geschmacksknospen sichergestellt, da sie die Flüssigkeit zur Aufnahme der Schmeckstoffe liefern. Die Drüsen münden in den Wallgraben, teils in dessen tiefste Stelle, aber auch an der Wallseite des Grabens.

In einigen aufeinanderfolgenden Schnitten habe ich mäßige Lymphozytenansammlungen an der der Papille zugekehrten Seite des Walles gefunden. Regelrechte Lymphfollikel mit Keimzentren habe ich aber auf keinem meiner Schnitte gesehen. Diese Beobachtung stimmt mit dem Bericht von Asverus (1861) überein, der bei den Nagern überhaupt keine Tonsillen gefunden hat.

Der Wallgraben ist nicht, wie bei den meisten Papillae vallatae, glatt, sondern er ist ausgebuchtet. Besonders an der Wallseite zeigt er tiefe Einkerbungen. Diese Einkerbungen sind mit stark verhorntem

Epithel ausgekleidet. Dadurch bekommt der Wall ein zerrissenes Aussehen.

Als zweites Präparat liegt mir eine Zunge von Dasyprocta aguti vor. Es ist eine 6 cm lange, schmale Zunge, die im letzten Drittel einen Wulst (Pulvinar) trägt. Die vorderen zwei Drittel sind mit



Zunge von Dasyprocta aguti
$2^1/_2 \times$ vergrößert

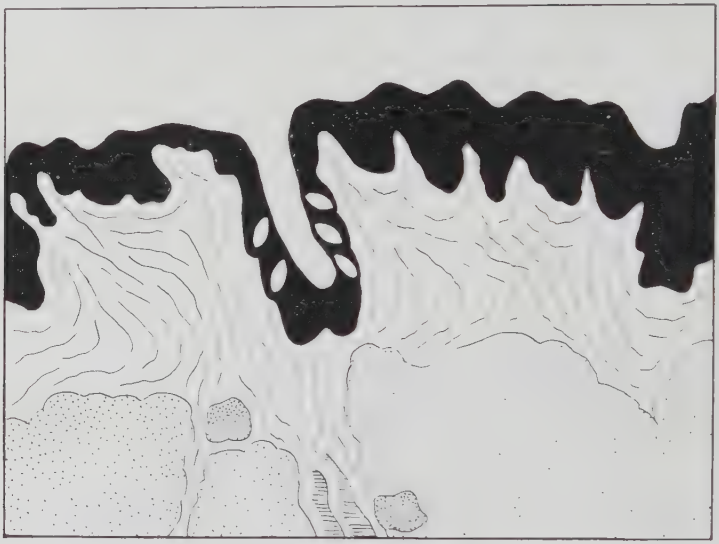
einigen Papillae filiformes besetzt. Die Papillae foliatae finden sich seitlich am hinteren Drittel der Zunge mit neun Spalten. Im hinteren Abschnitt des Zungenrückens finden sich zwei längsovale, nach vorn

divergierende Papillae vallatae von ungefähr 5 mm Länge. Der Wall umschließt die Papille nicht ganz, sondern ist vorn und hinten unterbrochen. Weiter finden sich am Zungengrund zahlreiche, zottenartige Schleimhauterhebungen.

Zur mikroskopischen Betrachtung liegen mir wieder Schnitte von 10 μ Dicke vor, die mit Hämalaun-Eosin, nach van Gieson und Heidenhain gefärbt sind. Die Papillenform ist hier zierlicher als bei Lagostomus und ragt ziemlich steil auf. Wenn man die Schnittserie von lateral vorn beginnend durchsieht, so fällt anfangs die ungleiche Ausbildung der Papille auf. Auf den ersten Schnitten, vorn lateral beginnend, ist nur ein tiefer Graben zu sehen, der an beiden Seiten Geschmacksknospen trägt. Erst langsam bei weiterer Verfolgung der Schnittserie nach hinten medial, tritt medial von diesem Graben eine kleine Einsenkung auf, die sich dann weiter zum zweiten Wallgraben entwickelt. Man hat also anfangs garnicht den Eindruck einer Papille, sondern nur den einer mit Geschmacksknospen versehenen Furche, an deren tiefster Stelle Mündungen seröser Drüsen sichtbar sind. Diese „Geschmacksfurchen" entsprechen ganz denen von Hydrochoerus capybara, wie sie Emil Wolf beschreibt. Auch bei den von mir untersuchten Papillen finden sich, wieder übereinstimmend mit Hydrochoerus, keine in der Tiefe des Grabens verborgenen Warzen, Kämme oder Höcker, wie bei den Zahnwalen, Monotremen und Sirenen. Diese Kämme und Höcker sind nach Untersuchungen von Wolf bei den genannten Tieren rudimentäre Papillae vallatae. In unserm Fall finden sich also keine solchen Rudimente, es handelt sich um eine primär angelegte Geschmacksfurche.

Bei der weiter hinten gut ausgebildeten Papille ist die der Mundhöhle zugekehrte Oberfläche nicht glatt. Die Spalten und Leisten sind daher nicht so imponierend wie bei Lagostomus. Man gewinnt vielmehr den Eindruck einer etwas höckerigen Oberfläche. Keine mittlere Spalte ist vorhanden, vielmehr sind die Spalten- und Leistenbildungen unsymmetrisch, auf der lateralen Hälfte stärker als auf der medialen. Die Spalten sind fast ganz mit Epithel ausgefüllt, wie es auch Tuckerman (1890) beim fliegenden Beutelhörnchen (Belideus ariel) beschreibt. Die Papille ist über die Oberfläche leicht erhaben. In ihrem weiteren Verlauf nach hinten medial verliert die Papille ihre unregelmäßige, höckerige Beschaffenheit. Es kommt zur Ausbildung einer etwas tieferen mittleren Spalte und jederseits einer etwas kleineren Spalte, die mehr einer kleinen Eindellung ähnlich sieht. Am hinteren Ende der Papille ist diese klare Einteilung der Oberfläche wieder einer allgemeinen Höckerbildung gewichen. Die Papille trägt auch hier, wie bei Lagostomus, stark ausgeprägte sekundäre Papillen. Das Epithel besteht aus mehrschichtigem, an der Oberfläche stark verhorntem Plattenepithel. An den beiden abfallenden

Schnitt durch die Papilla vallata von Dasyprocta aguti (schematisiert)



Schnitt: vorn — lateral.

Schnitt: hinten — medial.

Seiten der Papille ist es niedriger als an der Oberfläche und besonders als am Grunde der Spalte. Unmittelbar an das Epithel anschließend folgt eine zusammenhängende, von Gefäßen durchsetzte Bindegewebsschicht. Darauf folgt die Zungenmuskulatur. Die Geschmacksknospen sind in allen Schnitten gut ausgebildet im Epithel. Sie sind von verschiedener Größe und Anzahl. Bis zu fünf beobachtete ich in einer Reihe. Sie finden sich aber nicht nur am ganzen abfallenden Rand der Papille, sondern auch auf der der Papille zugekehrten Wallseite in gleich starker Ausbildung. Auf der Oberfläche der Papille habe ich an meinen Präparaten keine Geschmacksknospen gefunden. Auch konnte ich mit Sicherheit keine Mehrlingsbildung finden, wohl aber einige sehr große Geschmacksknospen von der gewöhnlichen „Fläschchenform". — In guter Ausbildung sind rein seröse Ebnersche Drüsen vorhanden, die an der tiefsten Stelle in den Wallgraben münden. Sie liegen unterhalb der Basis der Papille, niemals in dieser selbst.

Es finden sich in dem Wall mäßige Ansammlungen von Lymphozyten, ähnlich wie bei Lagostomus, aber ohne jegliche Follikelbildung.

Der Wallgraben ist auch hier nicht glatt. Er hat viele Ausbuchtungen, besonders an seiner tiefsten Stelle, die wie Taschen wirken und sich oft weit in das Bindegewebe erstrecken.

III. Diese und ähnliche in der Literatur beschriebene Papillenformen.

Über die eben beschriebenen, eigentümlichen Verhältnisse bei Dasyprocta aguti und Lagostomus, ähnlich auch bei Coelogenys paca und Hydrochoerus capybara haben einige Autoren nur sehr kurz berichtet (Tulberg 1899, Oppel 1900, Münch). Münch stellte schon bei Hydrochoerus capybara fest, daß diese Papillen aus drei bis vier parallel verlaufenden Spalten bestehen, und er meint: „Die Papillae vallatae lassen vermuten, daß es dislocierte Papillae foliatae sind, letztere sind aber wohl ausgebildet erhalten." Oppel beschreibt bei Coelogenys paca Papillae vallatae von länglicher Form, deren Wälle vorn und hinten durch Brücken unterbrochen sind. Brücher schreibt 1884: „Die Form der Papillae vallatae ist meist rund. Nur beim Moschustier findet man eine Abweichung von dieser Regel, da sich die Papilla circumvallata hier in die Länge zieht und 6 mal so lang als breit erscheint." — Ferner sind diese länglich ovalen Papillen bei Coendu novahispania, Chinchilla laniger, Myopotamus coypus, Habrocona Bennetti, Spalcopus Poeppiggi und Erethizon dorsatus beschrieben. Münch erklärt die länglich-elliptische Form dieser Papillen durch ihre Entstehung zwischen den Papillae filiformes. Gut zu sehen ist dies bei Hydrochoerus capybara, wo die Papillae fili-

formes die Papillae vallatae noch überragen. Wachsen die Papillae vallatae, so drängen sie die Papillae filiformes auseinander, die sie dann bogenförmig umstehen. „Durch die Lage zwischen den Reihen der Papillae filiformes findet die elliptische Gestalt vieler Papillae vallatae sowie die Orientierung ihrer langen Achse eine natürliche Erklärung, indem die Papillen sich in der Richtung am meisten entwickeln, wo sie am wenigsten Widerstand finden!" (Münch). Wolf erklärt die längliche, spaltenartige Form durch Längenwachstum. Er nimmt an, daß auch sie zuerst rund gewesen sind und durch Verschmälerung und Längenwachstum der Zunge zu dieser elliptischen Form gekommen sind (z. B. Zunge der Wale). Gmelin (1892) sagt: „Formbestimmend für die Papilla vallata ist die Anlage des Grabens. Dieser ist der morphologisch wichtigste Teil des Organes und ist hervorgegangen aus der Verschmelzung einzelner, mit Sinnesepithelien ausgestatteter Drüsenausführungsgänge." Was die nicht vollkommene Umwallung der Papille betrifft, so finden wir diese auch noch bei anderen Nagetieren. Teils ist der Wall hier auch vorn oder hinten unterbrochen, teils ist er halbmondförmig, z. B. bei Arvicilidae, Hesperomyidae, Muridae, Myoxus glis, Gymnomys Roberti, Hapalotis, Mus rattus u. a. m. Ähnlich unvollkommen umwallte Papillen gibt es beim Reh und Menschen (Schwalbe).

Ähnliche Furchenbildungen mit Geschmacksknospen wie bei Dasyprocta aguti und Lagostomus trichodactylus beschreiben Tuckerman 1889 bei Belideus ariel, Wolf 1911 bei den Zahnwalen und Brücher 1884 beim Moschustier (Abh. Oppel 1900, S. 335, Fig. 219 20).

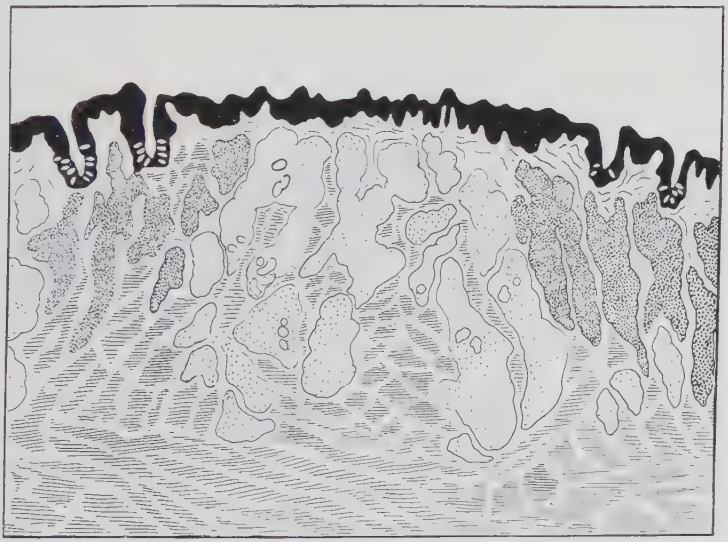
IV. Ergänzende Untersuchungen bei Cavia und Macroscelides.

Ich habe nun noch ergänzende Untersuchungen zu oben beschriebenen Befunden vorgenommen, und zwar bei den Papillae vallatae des Meerschweinchens (Cavia cobaya) und bei einem Insektivoren, Macroscelides (Elephantulus) rozeti. Auch bei diesen beiden Tieren fallen die eigenartig geformten Papillen auf, daß v. Ebner „von dem Vorkommen der Papilla foliata am Platze der Papillae vallatae beim Meerschweinchen" schreibt und auch Hönigschmied anfangs die Papilla vallata des Meerschweinchens ihres Baues wegen für eine Papilla foliata hielt.

Die Zunge von Cavia cobaya ist am Zungengrund ziemlich breit, verjüngt sich nach vorn aber stark. Auch hier findet sich wieder im hinteren Drittel der Zungenwulst (Pulvinar). Auf diesem sind die Papillae filiformes am stärksten ausgebildet, aber auch die übrige Zunge ist von etwas schwächer ausgebildeten Papillae filiformes bedeckt. Auch in den Falten der Gaumenbögen finden sich nach Pod-

wisotzki (1878) Papillae filiformes. Die Papillae fungiformes liegen in einer Reihe an den Seitenteilen der Zunge. Jederseits finden sich die Papillae foliatae mit 5–7 Spalten. Abweichend ist die Lage der schlitzförmigen, nicht völlig umwallten Papillae vallatae im hinteren Abschnitt des Zungenrückens. Es sind jederseits zwei bis vier Spalten, die in zwei spitzwinklig zulaufenden, nach vorn divergierenden Schenkeln angeordnet sind. Die Längsachse der einzelnen Spalten verläuft entsprechend der Zungenachse. Die Spalten sind so von vorn nach hinten gegeneinander parallel verschoben, daß sie sich ungefähr zur Hälfte gegenseitig decken. (Abbildungen der Meerschweinchenzunge: Oppel: Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie, Jena 1900, S. 353. Abbildung der Papilla vallata dieses Tieres: Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 40, Tafel 1, 3).

Schnitt durch die Papillae vallatae von Cavia (schematisiert).



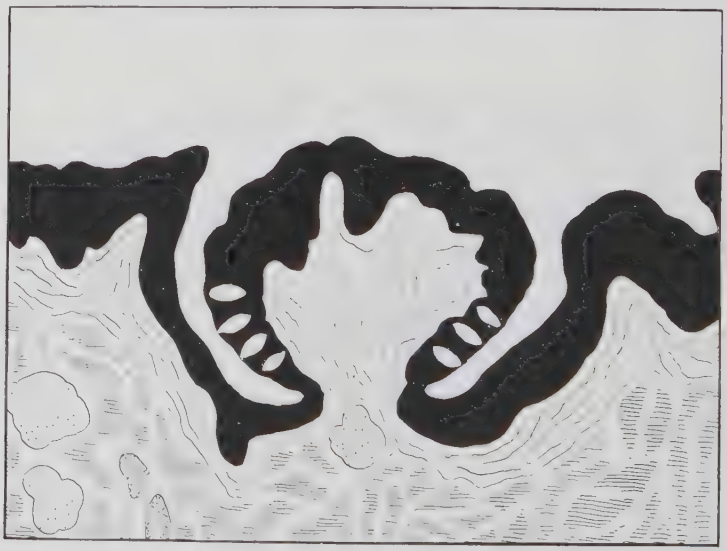
eng punktiert: seröse Drüsen
weit punktiert: muköse Drüsen
eng gestrichelt: Muskulatur

Zur mikroskopischen Betrachtung liegen mir Schnitte von 10 μ Dicke mit Hämalaun-Eosin, nach van Gieson und Heidenhain gefärbt vor. Die Papille ist breit, durch einen tiefen Graben jederseits von dem sie nicht überragenden Wall getrennt. Das Oberflächengewebe ist stark verhornt, die Oberfläche ist leicht gefurcht. Auf einem mikro-

skopischen Schnitt fand ich bis zu drei Papillae vallatae, was sich durch die eigenartige Anordnung erklären läßt. Die Geschmacksknospen sind fläschchenförmig am unteren Drittel beiderseits des Wallgrabens. Die serösen Drüsen liegen in der Muskulatur unter der Tunica propria und münden in den Wallgraben. In der Umgebung der Geschmacksknospen und in den Papillen sind zahlreiche Lymphozyten zu finden, aber keine eigentlichen Lymphfollikel. Die sekundären Papillen der Tunica propria sind gut entwickelt.

Die Zunge von Macroscelides (Elephantulus) rozeti ist ca. 3 cm lang, schmal und verjüngt sich nach vorn kaum. Der Zungenwulst im hinteren Drittel der Zunge fehlt. Die Papillae filiformes bedecken die ganze Zunge und geben ihr ein sammetartiges Aussehen. Die Papillae fungiformes liegen hintereinandergereiht an beiden Seiten

Schnitt durch die Papilla vallata von Macroscelides (schematisiert).



der Zunge. Hinten seitlich unten, durch eine Schleimhautfalte etwas verdeckt, liegen die Papillae foliatae. An der hinteren Grenze des Zungenrückens jederseits liegt eine ovale Papilla vallata, deren Wall vorne durch eine Brücke unterbrochen ist. Die Papille ist in 10 μ Dicke geschnitten und mit Hämalaun-Eosin, nach van Gieson und Heidenhain gefärbt zur mikroskopischen Untersuchung. Die Papille ist auf dem Querschnitt rund und liegt, gleichsam wie eine Knospe, zwischen den Wällen, von denen sie anfangs fast überdeckt

wird. Die Papille ist nur durch einen kleinen „Stiel" mit der Zungenoberfläche in Verbindung. Im weiteren Verlauf nach hinten weichen die überdeckenden Wälle mehr und mehr zurück. Die jetzt auf dem Querschnitt knospenförmige Papille wird in der Mitte durch einen tiefen Sulcus gespalten, der am hinteren Ende der Papille mit Epithel ausgefüllt ist. Das hohe Epithel der Papille ist stark verhornt und ist nicht glatt, sondern trägt kleine Buckel, einem Blumenkohl vergleichbar. Die Tunica propria zieht strahlenförmig von der Basis aus in die Papille. Die Geschmacksknospen liegen jederseits in der unteren Hälfte der Papille dem Wallgraben zugekehrt, teils zweireihig versetzt hintereinander. In dem Epithel der Wälle finden sich keine Geschmacksknospen. Die serösen Drüsen liegen in der Zungenmuskulatur und vereinzelt auch in den Wällen und münden in den Wallgraben. Es finden sich keine Lymphfollikel oder größere Lymphozytenansammlungen. Der Wallgraben ist tief und schmal. Sekundäre Papillen der Tunica propria sind nur gering entwickelt. Die Basis der Papille zeichnet sich durch großen Gefäßreichtum aus.

C. Schlußbetrachtung.

Die Untersuchung hat zunächst ein genaues Bild der eigenartigen Papillen bei Lagostomus und Dasyprocta ergeben. Es ist der Bau in der ganzen Ausdehnung der Papille und die histologische Struktur festgestellt. Zum Vergleich ist dann die ähnlich gebaute Papilla vallata von Cavia und eine längsovale Papilla vallata von Macroscelides herangezogen. Alle diese Gebilde haben sich als Papillenkörper, die an mindestens zwei Stellen noch mit ihrem Wall in Verbindung stehen, erwiesen. Es sind in jedem Fall Geschmackspapillen, da sich überall Geschmacksknospen fanden. Die Drüsen bei diesen, in der Form von den gewöhnlichen Papillae circumvallatae abweichenden Papillen zeigen keine Besonderheiten. Lymphfollikel waren nirgends festzustellen, wenn auch im Gewebe eine gewisse Anhäufung von Lymphozyten zu erkennen war. Jedenfalls hat man bei Lagostomus und Dasyprocta nicht den Eindruck eines eigenen lymphatischen Apparates. Die besondere Form der Papillen und ihre Schlitze erinnern makroskopisch an die Balgdrüsen des Zungengrundes. Da bei manchen Säugetieren diese in das Gebiet der Papillae foliatae vorrücken, war an die Möglichkeit gedacht, daß Entsprechendes auch im Gebiet der Papilla vallata vorkommen könne. Die Untersuchung hat aber gezeigt, daß kein besonderer Lymphapparat ausgebildet ist. — Nach Gmelins Ansicht ist das Fehlen von Lymphfollikeln ein Zeichen für primitive Vorstufen. Er beschreibt, daß er bei jüngeren Individuen z. B. Kindern, Fohlen nur zellige Lymphozyteninfiltrationen in der Geschmacksregion gefunden hat, die sich erst im weiteren Verlauf des Lebens zu Lymph-

follikeln entwickelt haben. Ein weiteres Argument für den Primitivcharakter ist das Fehlen der völligen Umwallung. Die nächst höhere Entwicklungsstufe würde die elliptische Umwallung durch Fortfall der Brücken vorn und hinten sein, die dann langsam in die runde Form der Papilla circumvallata überginge. — Da diese bei Lagostomus, Dasyprocta, Cavia und Macroscelides untersuchten Vorstufen der eigentlichen Papilla vallata nicht als Papilla circumvallata bezeichnet werden können, möchte ich der Anregung Hönigschmieds folgend, sie als „Rückenorgan" der Zunge, im Gegensatz zu dem „Seitenorgan" (Papilla foliata), bezeichnen.

Zum Schluß meiner Arbeit möchte ich Herrn Professor Dr. Stadtmüller vielmals für die Überlassung des Themas und Beratung bei der Arbeit danken. Ebenfalls danke ich Herrn Professor Dr. Fuchs für die Überlassung des Tiermaterials und für den Arbeitsplatz im Anatomischen Institut.

Schrifttum.

Ajtai: Ein Beitrag zur Kenntnis der Geschmacksorgane. Schultzes Arch. f. mikr. Anat. 8. 1872.

Asverus, H.: Über die verschiedenen Tonsillenformen. Nova Acta Naturae 29. Jena 1861.

Becker: Über Zungenpapillen. Jena. Zeitschr. f. Naturw. 43. 1908.

Brücher: Verteilung und Anordnung der Geschmacksknospen auf der Zunge der Säugetiere. Diss. phil. Tübingen 1884—1885.

Flower: Lectures on the Comparative Anatomy of the Organs of Digestions of the Mammalia. Medic. Times and Gazette 1872.

Freuler: Monographia Caviae porcelli Zoologica. Inaug.-Diss. Gottinga 1820.

Gegenbaur: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig I. Bd. 1898, II. Bd. 1901.

Gmelin: Zur Morphologie der Papilla vallata und foliata. Arch. f. mikr. Anat. 46. Bonn 1892.

Grant: Observations on the Anatomy of the Paca of Brasil. Mem. Wernerian Nat. Hist. Soc. Edinburg 1832.

Heidenhain: Über die Geschmacksknospen als Objekt einer allgemeinen Theorie der Organisation. Münch. Med. Wochenschr. 65 Jg. 22 1918.

Henle: Handbuch d. Anatomie. Eingeweidelehre. 2. 1873.

Hönigschmied: Ein Beitrag über die Verbreitung der becherförmigen Organe auf der Zunge. Med. Zentralbl. H. 26. 1872.

Jones: Notes of the dissection of an Dasyprocta Agouti. Proc. Zool. Soc. London 1834.

King: Notes on several Rodents collected during a'Survey of the Straits of Magalhaens. Proc. Zool. Soc. London Part. III. 1835.

Leche: Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Bd. 6 Mammalia. 1874—1900.

Lereboullet: Notes pour servir à l'anatomie du Coipou. Mém. Soc. d'Hist. Nat. Strasbourg 1840.

— Note sur plusieurs points de l'anatomie du Coipou. L'Institut, 1843.

Lovén: Beiträge zur Kenntnis vom Bau der Geschmackswärzchen der Zunge. Arch. f. Mikr. Anat. 4. 1868.

Ludwig Ferdinand, Prinz von Bayern: Zur Anatomie der Zunge, 1884.

Martin: Visceral and osteological Anatomy of the Coypus (Myopotamus Coypus). Proc. Zool. Soc. London 1835.

— On the visceral Anatomy of the Spotted Cavy, Coelogenys subniger. Proc. Zool. Soc. London 1838.

Mayer: Über die Zunge als Geschmacksorgan. Nov. Act. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur. 1843.

Merriam: Monographic Revision of the pocket Gophers. Family Geomyidae. North Amer. Fauna Nr. 8. Washington 1895.

Mivart, St.: Notes on the Anatomy of Erethizon dorsatus. Proc. Zool. Soc. London 1882.

Mivart-Marie: On the Anatomy of the Creshed Agouti. Proc. Zool. Soc. London 1866.

Münch: Die Topographie der Papillen der Zunge des Menschen und der Säugetiere. Morphol. Arbeiten v. Schwalbe 6. 1896.
Oppel: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1900.
Owen: On the Anatomy of the Accuchy. Proc. Zool. Soc. London 1830—31.
— Notes of the Anatomy of the Biscacha. Proc. Zool. Soc. London 1839.
Podwisotzki, v.: Anatomische Untersuchungen über die Zungendrüsen des Menschen und der Säugetiere. Diss. Dorpat. 1878.
Poulton: On the Tongues of the Marsupialiers. Proc. Zool. Soc. London 1883.
Schwalbe: Über das Epithel der Papillae vallatae. Arch. f. mikr. Anat. 3. 1867; 4. 1868.
Sonntag, Ch.: The Comparative Anatomy of the Tongues of the Mammalia. Proc. Zool. Soc. London. 1. 1920, 1921, 3 u. 4. 1922, 1923, 3. 1924.
Stadtmüller: Zunge, Mundhöhlenboden. Hdb. d. vergl. Anat. 5, hrsg. v. Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch. 1938.
Stahr: Über die Ausdehnung der Papillae foliatae und die Frage der kompensatorischen Hypertrophie. Arch. f. Entw. mech. d. Organism. 3. 1903.
Tuckerman: The Gustatory Organs of Belideus ariel. Journ. of Anat. and Morphol. 24. 1890.
— On the Gustatory Organs of the Mammalia. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 24. 1890.
Tulberg, T.: Anatomische Untersuchungen über das System der Nagetiere. Nov. Acta Reg. Soc. Scient. Upsalinensis. 1899.
Waterhouse, G.: Observations on the Rodentia. Annal. Mag. Nat. Hist. 3. 1839; 8, 9, 10, 1842.
— The Distribution of the Rodentia. Proc. Zool. Soc. London 1839.
Wolf, E. A.: Über die Zungenpapillen der Wale. Phil. Inaug.-Diss. Breslau 1911.
Wyss, v.: Die becherförmigen Organe der Zunge. Schultzes Arch. mikr. Anat. 3, 1867; 4, 1868; 6, 1870; 8, 1872.
— Über ein Geschmacksorgan auf der Zunge des Kaninchens. Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1869.
Yarrel: On the Anatomy of the Chinchilla. Proc. Zool. Soc. London. 1830—31.

Lebenslauf.

Ich, Erdmuthe Ulrich, wurde am 23.3.1914 in Nordgermersleben als Tochter des Fabrikdirektors Dr. Karl Ulrich und seiner Frau Elisabeth, geb. Roeder geboren. Die Schule besuchte ich in Nordgermersleben und Magdeburg, wo ich im März 1933 das Abitur bestand. Ich studierte in Freiburg, Kiel und Göttingen, wo ich im Juni 1935 das medizinische Vorexamen bestand. In den klinischen Semestern belegte ich in Breslau, Königsberg, München und Göttingen.